

**Le genre *Hexabathynella* Schminke, 1972
(Crustacea: Syncarida: Bathynellacea) dans les
eaux souterraines de la péninsule Balkanique: dis-
tribution et remarques paléozoogéographiques**

Ivan PANDOURSKI, Nadja OGNJANOVA

Introduction

Jusqu'à présent, 14 espèces du genre *Hexabathynella* Schminke, 1972 (SCHMINKE, 1986; CAMACHO, 1986; COINEAU, 1996; 1998) ont été reconnues dans le monde. Ces espèces ont une répartition nettement discontinue: Amérique du Sud, Madagascar, Australie, Nouvelle-Zélande et Europe. Parmi les espèces européennes, cinq sont décrites de Bulgarie. Un autre représentant du genre, pas encore déterminé au niveau spécifique, est connu de la vallée de la rivière Vardar en Macédoine (T. Petkovski, communication personnelle, d'après CVETKOV, 1975). Toutes les *Hexabathynelles* bulgares habitent des biotopes interstitiels ou de petites sources drainantes des terrains non karstiques (terrains perméables en petit).

Les formes fossiles montrent que les Syncarides ont été nombreux dans les anciennes mers du Paléozoïque tardif et du Mésozoïque (SCHMINKE, 1981; 1986; SCHRAM, 1977; 1981; 1986; COINEAU, 1996; 1998). D'après SCHMINKE (1981) la dispersion des Bathynellacés est partie d'un centre d'origine asiatique orientale par migrations et par deux axes principaux: à l'ouest vers l'Europe et au sud vers l'Australie et après vers l'Amérique du Sud et l'Afrique. D'après le modèle de vicariance (SCHRAM, 1986; BOUTIN & COINEAU, 1987; CAMACHO & COINEAU, 1989; COINEAU, 1996; 1998), la disjonction des aires de distribution littorales marines et la création de barrières marines liées à la Tectonique des Plaques, puis de barrières terrestres ultérieures, avec des transgressions succédant aux régressions pendant le Mésozoïque et le Néozoïque sont les causes principales pour la séparation phylogénétique des Bathynellacés.

Le fait, que les Bathynellacés récentes, considérées comme "living fossils" (sensu BOUTIN, 1994) sont exclusivement dulçaquicoles et que plus de 95% d'elles habitent les eaux souterraines continentales s'explique bien par le "modèle biphasé" de colonisation et d'évolution (BOUTIN & COINEAU, 1990; COINEAU & BOUTIN, 1992), les régressions marines jouant le rôle majeur. Evidemment, les Bathynellacés sont des microcrustacés qui "may be used as

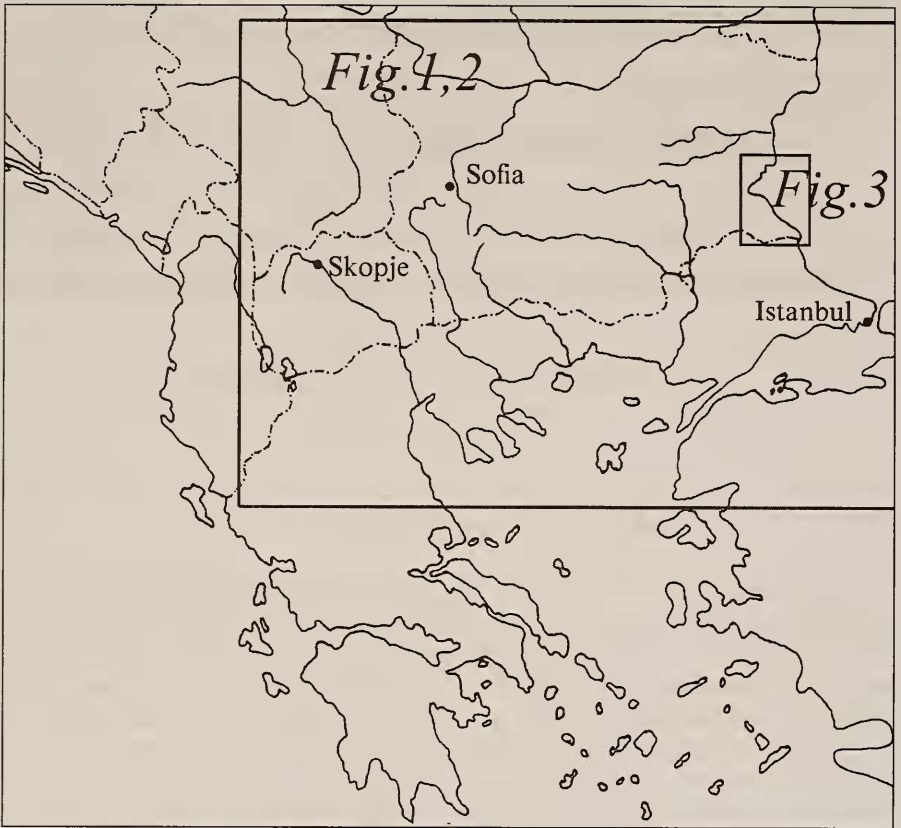


Schéma 1. La péninsule Balkanique et les régions étudiées

paleoshore markers as well as for dating the emersion of the area where they occur" (BOUTIN, 1994).

Courtes remarques sur l'origine de ce groupe, mais sans analyse d'évolution paléogéographique des terres bulgares, nous trouvons chez CVETKOV (1975).

L'hypothèse présentée plus bas se fonde sur nos connaissances actuelles sur la distribution des Hexabathynelles en Bulgarie du Sud et en Macédoine, et sur l'évolution paléogéographique de ces terres.

Distribution

Les cinq espèces décrites du territoire de Bulgarie habitent de préférence les eaux phréatiques dans les vallées de la Bulgarie du Sud (Mesta et Maritza) et une bande de la côte bulgare de la mer Noire. Dans la publication de CVETKOV (1975) la localité exacte de *Hexabathynella* sp. de la vallée de Vardar en Macédoine n'est pas indiquée. La distribution présentée sur les figures 1-3 ne comprend que des localités publiées. CVETKOV (1975) rapporte que ces espèces ont une distribution plus vaste dans les bassins versants des rivières

citées ci-dessus. Il est probable que ces *Hexabathynella* habitent aussi les parties en aval de ces vallées en Grèce, mais des recherches sur la faune phréatique dans ces secteurs grecs sont absentes.

Remarques paléozoogéographiques

I. Connaissances et théories actuelles

CVETKOV (1975) suppose que le genre *Hexabathynella* est apparu dans les terres bulgares au Néogène au cours d'une phase hypothétique de la Téthys, "quand elle a été largement liée à l'Océan Mondial". CAMACHO & COINEAU (1989) considèrent que l'ancêtre de *Hexabathynella* a étendu son aire de répartition à la fin du Paléozoïque. L'apparition de plusieurs espèces de ce genre sur les territoires de Bulgarie et de Macédoine est liée au développement paléogéographique des parties méridionales de la péninsule Balkanique après l'Oligocène. Le scénario de "Regression Model Evolution" concorde bien avec nos connaissances sur la répartition actuelle de *Hexabathynella* dans les parties sud de la péninsule Balkanique et avec les données sur la dernière transgression de la Paratéthyse et leur fragmentation et transformation dans des bassins lacustres.

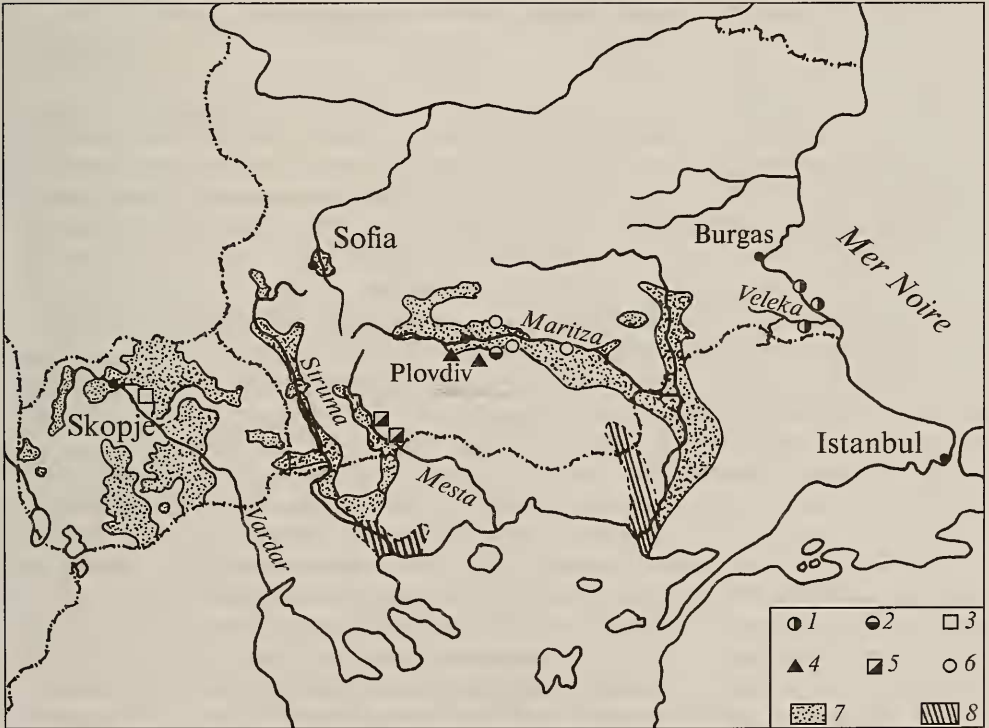


Fig. 1. Répartition de *Hexabathynella* et plan paléogéographique du Miocène moyen de la Bulgarie et de la République de Macédoine: 1 - *Hexabathynella tenera*; 2 - *H. longiappendiculata*; 3 - *Hexabathynella* sp.; 4 - *H. hebrica*; 5 - *H. nestica*; 6 - *H. breviappendiculata*; 7 - sédiments lacustres; 8 - sédiments marins et d'eau saumâtre

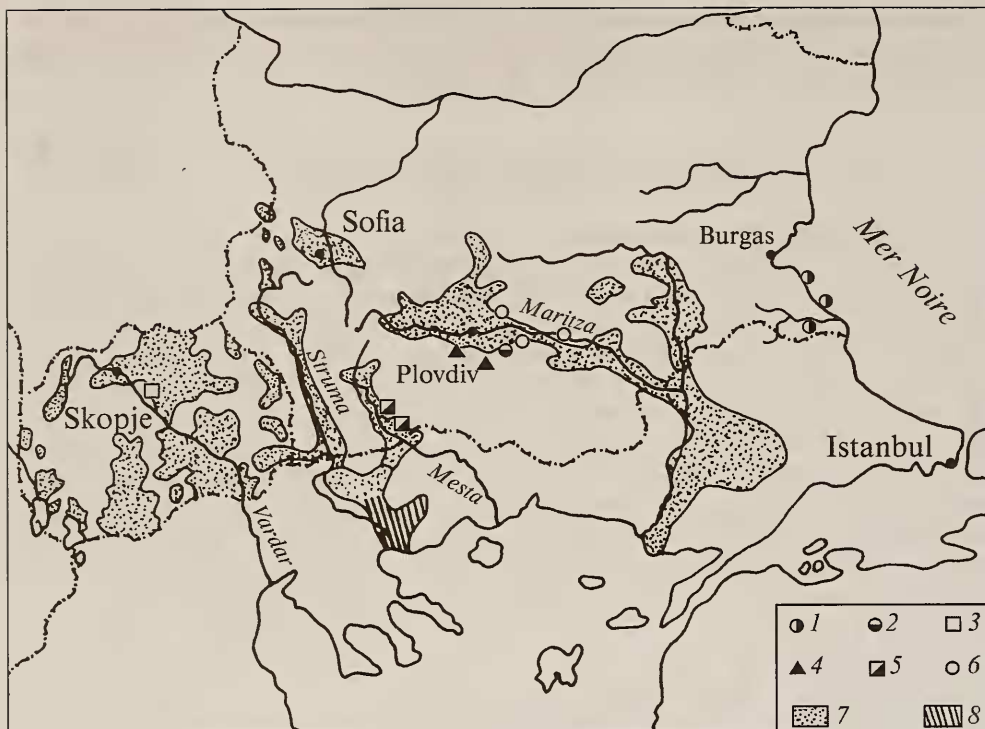


Fig. 2. Répartition de *Hexabathynella* et plan paléogéographique du Miocène tardif de la Bulgarie et de la République de Macédoine: 1 - *Hexabathynella tenera*; 2 - *H. longiappendiculata*; 3 - *Hexabathynella* sp.; 4 - *H. hebrica*; 5 - *H. nestica*; 6 - *H. breviappendiculata*; 7 - sédiments lacustres; 8 - sédiments marins et d'eau saumâtre

A notre avis, l'hypothèse, que le bloc des Rhodopes pourrait être porteur de l'ancêtre commun des espèces des Balkans (CAMACHO & COINEAU, 1989) n'explique pas la répartition actuelle de *Hexabathynella* dans les Balkans. Les deux espèces, *H. hebrica* et *H. longiappendiculata*, connues des environs du monastère de Batchkovo dans les Rhodopes, habitent des sédiments néogènes saturés de bassin de Plovdiv-Pazardžik (fig. 1, 2). Ces sédiments, en raison de processus néotectoniques, forment ici la périphérie nord des Rhodopes et se trouvent près de la base d'érosion de la rivière Tchepelarska et la Plaine de Thrace. Les stations de *Hexabathynella* sp. dans la vallée de Vardar (Macédoine) et de *H. tenera* (la côte de la mer Noire en Bulgarie) sont très éloignées des Rhodopes et durant son développement géologique ces terres n'ont pas eu contact avec le massif des Rhodope. Par contre, l'orogénèse alpine renforcée dans la région méditerranéenne orientale dès le début de Néogène est un facteur favorisant l'isolation de ces deux régions éloignées.

Notre hypothèse suppose que l'ancêtre commun des espèces des Balkans de *Hexabathynella* a habité la Paratéthis et leur passage en eau douce et adaptation à la vie souterraine interstitielle est un processus long durant le Néogène.

Les parallèles que nous pouvons trouver dans l'origine des Hexabathynelles étudiées et l'origine du groupe d'espèces périégéen "major" de genre *Microcharon*

sont évidents. GALASSI et al. (1995) admettent que l'ancêtre paratéthysien des espèces du groupe "*major*" a été colonisé la zone marine littorale au cours du Miocène tardif. C'est la période de la transgression maximale de la Paratéthys vers le Nord (fig. 2) et en même temps la première étape du modèle biphasé d'évolution (BOUTIN & COINEAU, 1990) et le début de colonisation des eaux souterraines continentales par des espèces des genres *Microcharon* et *Hexabathynella*.

D'après GALASSI et al. (1995) la fragmentation progressive de la Paratéthys, leur transformation dans des bassins lacustres et l'existence d'un système de drainage vers la Méditerranée au cours du Pontien (~ 7 M.A.) sont les facteurs favorisant l'évolution divergente du groupe d'espèces "*major*" de genre *Microcharon*.

A notre avis c'est aussi le scénario paléogéographique principal de la formation de la faune thalassophréatique actuelle dans les parties méridionales de la péninsule Balkanique.

Plus bas nous montrons les étapes principales de l'évolution de ces terres et aussi les changements écologiques dans les bassins lacustres de Néogène comme facteurs de spéciation et colonisation des eaux souterraines continentales par les Hexabathynelles.

II. Scénario paléogéographique et évolution des Hexabathynelles balkaniques

Les processus tectoniques au cours de l'orogénèse alpine dans la région méditerranéenne orientale ont joué le rôle majeur dans la formation des bassins du Néogène sur le territoire de la péninsule Balkanique (DABOVSKI, 1991). Ces bassins continentaux se forment dans la zone de collage sur le rebord de l'Eurasie. La sédimentation dans ces paléobassins lacustres dépend du mouvement des blocs tectoniques et pour certaines périodes est affectée par des transgressions de la Paratéthys. Un réseau des fractures tectoniques détermine les dépressions néogènes et en même temps se forme le système de proluvium et d'alluvium.

Parmi les sédiments du Néogène des parties méridionales de la Péninsule Balkanique, VATZEV (1996) et DUMURDZANOV (1997) établissent quatre successions génétiques de différent âge. Ces étapes successives déterminent l'évolution et répartition actuelles de presque toutes les Hexabathynelles balkaniques. Probablement seul *Hexabathynella tenera* (ayant une répartition limitée sur la côte méridionale bulgare de la mer Noire) a eu un scénario d'évolution différent, mais qui s'inscrit dans l'image générale pour ce groupe.

Les quatre étapes successives de la formation des sédiments du Néogène ont des caractéristiques et des durées chronostratigraphiques suivantes:

- cycle du Miocène moyen (équivalent au Badenien-Sarmatien, ~ 16 MA) (fig. 1): sédimentation proluviale/alluviale et formation des marécages locaux et petits lacs. Ces bassins d'eau douce n'ont pas de liaisons avec la Paratéthys. Des sédiments pareils se forment aussi dans la vallée de la rivière Strouma. Ce sont des sables à grains fins et moyens, sable argileux et silteux, diatomites et calcaires, formés sous l'action d'un climat semi-aride et aride. Les conditions de sédimentation au cours de cette étape sont reconstituées sur la base d'analyse des diatomées (ANTIMOVA et all., 1989): régime d'eau douce et pH neutre.

- cycle de Miocène moyen/tardif (équivalent au Sarmatien/Méotien, ~ 11 M.A.) (fig. 1, 2): période de transgression maximale au nord de la Paratéthys. Changement du régime de salinité de l'eau dans les bassins formés dans les vallées des rivières du système de la mer Egée. La pénétration de l'eau marine dans les bassins inférieurs de Strouma et de Maritza durant le Méotien (~ 10 M.A.) est démontrée par KOJUMDIEVA (1987) et ZAGORCHEV & OGNJANOVA (1995) (fig. 2).

D'après PECK (1999) la faune thalassophréatique marque le rivage au temps de la dernière transgression marine. C'est aussi la première étape du modèle biphasé d'évolution (BOUTIN & COINEAU, 1990), quand l'ancêtre hypothétique des *Hexabathynella* balkaniques a colonisé la zone littorale nord de la Paratéthys.

- cycle de Miocène tardif/Pliocène (équivalent au Pontien/Pliocène, ~ 7 M.A.) (fig. 2): période de régression marine. Des bassins isolés se forment. La sédimentation dans ces bassins est de type lacustre. La dessalinisation de l'eau est un processus très vite à cause d'un afflux fluvial important. Cette période correspond à la seconde étape du modèle biphasé: dessalinisation des bassins néogènes, y compris de leur zone littorale interstitielle et l'isolement définitif de la mer. Nous pouvons supposer que certaines populations ont passé par une phase intermédiaire d'évolution dulcicole dans les eaux superficielles lacustres. La fragmentation des aires des différentes populations dans les vallées fluviales déjà formées favorise la spéciation par vicariance.

- cycle de Pleistocène (~ 1,6 M.A.): les bassins sont de type lacustre et à la fin de la période sont déjà en voie de disparition. Au cours du Eopleistocène et du Pleistocène la plupart des bassins se couvrent par de sédiments d'alluvium et de proluvium (~ 1,6 M.A.). Les aires de distribution des espèces récentes de genre *Hexabathynella* se forment dans des vallées des rivières de la carte actuelle de la péninsule Balkanique: Vardar, Strouma, Mesta et Maritza.

Les sédiments néogènes et ceux formés au cours du Quaternaire, actuellement sont peuplés par une riche faune phréatique.

III. Origine de *Hexabathynella tenera*

L'aire de distribution actuelle de *H. tenera* (le rivage méridional bulgare de la mer Noire, des nappes phréatiques des réseaux fluviaux dans la montagne de Strandja) comprend des territoires recouverts par un golfe de la Paratéthys Orientale au Sarmatien (~ 10-13 M.A.) (fig. 3). Cette dernière transgression marine au Néogène a favorisé une sédimentation dans des conditions d'eau salée ou saumâtre (KOJUMDIEVA et al., 1993; TEMNISKOVA-TOPALOVA, 1994). Nous pouvons supposer que la forme ancestrale de *H. tenera* a colonisé la zone littorale de la mer Euxinienne au Miocène moyen et leur isolation et adaptation à la vie dans des biotopes interstitiels continentaux est conséquence de la régression marine au cours du Miocène tardif.

Conclusions

1. La distribution actuelle des espèces de genre *Hexabathynella* dans des parties méridionales de la péninsule Balkanique marque la dernière transgression au nord de la Paratéthys du temps du Miocène tardif.



Fig. 3. Répartition de *Hexabathynella tenera* et plan paléogéographique du Miocène de la côte méridionale bulgare de la mer Noire: 1 - *H. tenera*; 2 - sédiments marins et d'eau saumâtre

2. L'isolation des populations de l'ancêtre des Hexabathynelles balkaniques après la fragmentation de la Paratéthys et la formation de plusieurs bassins néogènes durant le Pontien sont des facteurs principaux pour l'évolution par vicariance. La régression progressive et la disparition définitive de ces bassins au cours de Pleistocène, parallèlement au formation de sédiments d'alluvium et de proluvium favorisent l'adaptation des Hexabathynelles à la vie dans le milieu interstitiel. Ce sont aussi des causes importantes pour la spéciation dans des autres groupes thalassophréatiques comme le genre *Microcharon* p. ex. (GALASSI et al., 1995).

3. L'ancêtre hypothétique de *Hexabathynella tenera* a habité la Paratéthys Orientale et il a colonisé durant le Miocène moyen la zone littorale d'un golfe recouvrant les parties méridionales actuelles de la côte bulgare de la mer Noire. La régression marine au cours du Miocène tardif fait possible l'isolation de ces populations ancestrales dans les nappes phréatiques continentales et leur adaptation à la vie dans les eaux douces (phase de "transition horizontale", d'après BOUTIN & COINEAU (1990).

Remerciements

Nous remercions le Dr. C. Boutin (Université P. Sabatier, Laboratoire de Zoologie, Toulouse, France) et le Dr. N. Coineau (Observatoire Océanologique de Banyuls, Laboratoire Arago, France) pour les commentaires sur le texte et pour l'information envoyée.

Bibliographie

- ANTIMOVA Z., D. TEMNISKOVA-TOPALOVA, N. OGNJANOVA, M. VALEVA. 1989. The process of sedimentation in neogene grabens in the West Srednogie and conditions of the diatomaceous formations. - In: Abstracts of the XIV Congress Carpatho-Balkan Geological Association, Sofia, 4: 1424-1428. (en russe).
- BOUTIN C. 1994. Stygobiology and historical geology: the age of Fuerteventura (Canary Island), as inferred from its present stygofauna. - Bull. Soc. géol. France, 165 (3): 273-285.
- BOUTIN C., N. COINEAU. 1987. *Iberobathynella* (Crustacea, Syncarida, Bathynellacea) sur le continent africain. Implications paleobiogéographiques. - C.R.Acad.Sci. Paris, 304: 355-358.
- BOUTIN C., N. COINEAU. 1990. "Regression model", "Modèle biphasé" d'évolution et origine des Micro-organismes stygobies interstitiels continentaux. - Revue de Micropaléontologie, 33 (3-4): 303-322.
- CAMACHO A. I. 1986. A new species of the genus *Hexabathynella* (Syncarida, Bathynellacea, Parabathynellidae) from Spain. - Bijdr. Dierk., 56 (1): 123-131.
- CAMACHO A. I., N. COINEAU. 1989. Les Parabathynellidae (Crustacés Syncarides) de la Péninsule Ibérique. Répartition et paleobiogéographie. - Mém. Biospéol., 16: 111-124.
- COINEAU N, C. BOUTIN. 1992. Biological process in space and time. Colonization, evolution and speciation in interstitial stygobionts? - In: Camacho A. I. (ed). The Natural History of Biospeleology, Monogr. 7, Mus. Nac. Cien. Nat & CSIC, Madrid, 423-451.
- COINEAU N. 1996. Sous-classe des Eumalacostracés (Eumalacostraca Grobben, 1892), Super-Ordre des Syncarides (Syncarida Packard, 1885). - In: Forest J. (ed). Traité de Zoologie, Crustacés, Paris, Masson, 7 (2): 897-954.
- COINEAU N. 1998. Syncarida. - In: Juberthie C., V. Decu (ed.) Encyclopedia Biospeologica, vol. 2: 863-876.
- CVETKOV L. 1975. Composition, position zoogéographique et origine des crustacés thalassophréatiques en Bulgarie. - Hydrobiology, Sofia, 1: 35-53. (en bulgare).
- DABOVSKI H. 1991. Modern concepts on the evolution of the Alpine orogen in the Eastern Mediterranean and the Carpathian-Balkan area. A review and some problems of Bulgarian geotectonics. - Geotectonics, tectonophysics and geodynamics, 22: 45-78. (en bulgare).
- DUMURDZANOV N. 1997. Lacustrine Neogene and Pleistocene in Macedonia. - Proceeding of the Field Meetings held in Yugoslavia in 1995, 1996. - Spec. Publ. Geoinstitute, 21: 31-36.
- GALASSI P., G. L. PESCE, P. de LAURENTIS. 1995. The genus *Microcharon* Karaman (Isopoda Janiroidea) in the Balkan peninsula. Biogeography of the major and the *profundalis* groups. - Mém. Biospéol., 22: 25-33.
- KOJUMDJEVA E. 1987. Evolution géodynamique du bassin Egéen pendant le Miocène supérieur et ses relations à la Paratéthis Orientale. - Geologica Balcanica, 17 (1): 3-14.
- KOJUMDJEVA E., H. PIMPIREV, S. STOYKOV. 1993. Stratigraphy of the marine Miocene in Burgas area. - Ann. Univ. Sofia "St. Kl. Ohridski", fac. Géol. et Géogr., 1 (85): 5-16.
- PECK S. 1999. Historical biogeography of Jamaica: evidence from cave invertebrates. - Can. J. Zool., 77: 368-380.

- SCHMINKE H. K. 1981. Perspectives in the Study of the Zoogeography of Interstitial Crustacea: Bathynellacea (Syncarida) and Parastenocarididae (Copepoda). - *Int. J. Speleol.*, **11**: 83-89.
- SCHMINKE H. K. 1986. Syncarida. - In: Botosaneanu L. (ed.) *Stygofauna mundi*, Leiden - E. J. Brill / Dr. W. Backhuys: 389-404.
- SCHRAM F. R. 1977. Paleozoogeography of Late Paleozoic and Triassic Malacostraca. - *Syst. Zool.*, **26**: 367-379.
- SCHRAM F. R. 1981. Late Paleozoic Crustacean communities. - *J. Paleont.*, **55** (1): 126-137.
- SCHRAM F.R., 1986. Crustacea. Schram ed., Oxford University Press, 606 p.
- TEMNISKOVA-TOPALOVA, D. 1994. Miocene diatom florae in Bulgaria - composition, structure, evolution, palaeoecology and biostratigraphy. - Doctor Thesis, University of Sofia, 318 p. (en bulgare).
- VATZEV, M. 1993. Development of Tertiary Diatomites in Bulgaria. - *Ann. Univ. Mining and Geology, Sofia*, **39** (1): 67-72.
- ZAGORCEV I., N. OGNJANOVA. 1995. First finds of diatom clay and silt in the Neogene filling of the Seres graben, Struma rift, Northern Greece. - In: *Proceedings of the XV Congress Carpatho-Balkan Geological Association*, Sept. 1995, Athens, Special publ. of the Geol. Soc. of Greece, **4**: 304-309.
- ZAGORCEV I. 1992. Neotectonic development of the Struma (Kraistid) Lineament, Southwest Bulgaria and Northern Greece. - *Geol. Mag.*, **129** (2): 197-222.

Reçu le 15.03.2001

Adresses des auteurs:

Dr. Ivan Pandourski
Institut de zoologie
1, Boul. Tzar Osvoboditel
1000 Sofia, Bulgarie

Dr. Nadja Ognjanova
Institut géologique
24, Rue Acad. G. Bonchev
1113 Sofia, Bulgarie

**Род *Hexabathynella* Schminke, 1972
(Crustacea: Syncarida: Bathynellacea) в подземните
води на Балканския полуостров: разпространение
и палеозоогеографски бележки**

Иван ПАНДУРСКИ, Надя ОГНЯНОВА

(Резюме)

Дискутиран е произходът на род *Hexabathynella* в подземните води на Балканския полуостров в светлината на "бифазния модел" на колонизация и еволюция. Съвременното разпространение на видовете от този род маркира последната трансгресия на Паратетиса върху територията на България и Македония през късния Миоцен. Последвалата фрагментация на Паратетиса и формирането на множество неогенски басейни през Понта са благоприятствали географското видообразуване сред тази група таласофреатични ракообразни. Произходът на *H. tenera* във фреатичните континентални води е свързан с морската трансгресия на залив на Евксино-каспийския басейн (Източен Паратетис) през късния Миоцен.